

Classificação e adaptações das fibras musculares: uma revisão

Classification and adaptations of muscle fibers: a review

Viviane Balisardo Minamoto

Fisioterapeuta; Profa. do
Curso de Mestrado em
Fisioterapia da
Universidade Metodista
de Piracicaba (Unimep)

ENDEREÇO PARA CORRESPONDÊNCIA

Viviane Balisardo
Minamoto
Rodovia do Açúcar,
Km 156 Taquaral
13400-911 Piracicaba
SP
e-mail:
vbminamo@unimep.br

ACEITO PARA PUBLICAÇÃO
dez. 2004

RESUMO: Este artigo de revisão tem o objetivo de contribuir para o esclarecimento de questões referentes aos diversos tipos de fibras musculares que compõem o músculo esquelético. Especificamente, são abordados aspectos como o uso de diferentes terminologias para a classificação dos tipos de fibras, fatores determinantes do fenótipo das mesmas, a alteração ou interconversão de um tipo de fibra para outro e a inter-relação entre interconversão do tipo de fibra e alteração da função muscular. São também abordadas implicações da alteração dos tipos de fibras para a fisioterapia.

DESCRIPTORES: Sistema musculoesquelético; Fibras musculares/classificação

ABSTRACT: This review aims to contribute to the understanding of issues related to the various fiber types that make up the skeletal muscle. Specifically, it focusses on aspects like the use of different terminology for muscle fiber classification, determinant factors to muscle fiber phenotypes, transition or conversion from one type to another and the inter-relation between muscle fiber change and muscle function alteration. Also commented are implications of fiber type changes to the physical therapy practice.

KEY WORDS: Musculoskeletal system; Muscle fibers/classification

INTRODUÇÃO

A complexidade do tecido muscular pode ser observada na diversidade dos tipos de fibras que compõem os músculos esqueléticos. As fibras musculares, classificadas por vários métodos, são unidades dinâmicas que respondem à alteração de demanda funcional, o que acarreta, por sua vez, alguma alteração da performance do indivíduo.

Persiste atualmente certa confusão em relação aos tipos de fibras, como as várias terminologias utilizadas para sua classificação e sua grande diversidade, os fatores determinantes do fenótipo da fibra muscular, a alteração do tipo de fibra em resposta a estímulos específicos e a alteração funcional das fibras decorrente desses estímulos. Este artigo visa esclarecer resumidamente esses itens, com base na revisão de 73 artigos e livros publicados no período de 1990 a 2003, indexados na base de dados MEDLINE e recuperados por meio das palavras-chave *muscle fiber type* e *transition muscle fiber*, complementada pela consulta a estudos citados nas obras localizadas.

TIPOS DE FIBRAS MUSCULARES

As diferentes terminologias usadas para a classificação das fibras musculares são o resultado da grande variedade de procedimentos existentes para sua classificação. A terminologia adotada deverá depender do método empregado para sua análise. A utilização criteriosa da terminologia utilizada é importante, uma vez que nem sempre há correlação entre as classificações das fibras musculares por diferentes técnicas. Ou seja, fibras musculares que são agrupadas em uma mesma categoria por determinada técnica podem ser colocadas em outra categoria quando utilizado um outro procedimento de classificação.

Um dos primeiros relatos do-

cumentados sobre a classificação das fibras musculares foi produzido em 1873, quando foi utilizada a coloração do músculo¹: as fibras foram classificadas como brancas ou vermelhas. A coloração vermelha do músculo está ligada à alta concentração de enzimas de metabolismo aeróbio, de mioglobina, e com a densidade de vascularização^{2,3}.

Posteriormente, outros métodos foram utilizados para a identificação das fibras musculares (para uma revisão, ver Pette & Staron⁴). Pela análise da reação para a enzima succinato desidrogenase (SDH)⁵ as fibras foram classificadas como oxidativas ou glicolíticas, de acordo com o metabolismo apresentado. A atividade da SDH indica o metabolismo aeróbio, uma vez que esta se encontra na mitocôndria, tendo um importante papel no ciclo de Krebs⁶.

O limiar de fadiga apresentado pela fibra muscular também foi objeto de estudo. Em 1968 foi utilizado um método de depleção de glicogênio em determinada unidade motora e foi demonstrado que as fibras podem ser altamente fatigáveis, ou apresentar moderada ou grande resistência à fadiga⁷.

Uma outra maneira de agrupar os tipos de fibras é pelo método histoquímico, que permite classificá-las nos tipos I ou II, com seus diversos subtipos (IIA, IIB, IIX). Essa classificação depende das diferentes intensidades de coloração das fibras, devido a suas diferenças próprias na sensibilidade ao pH. De um modo geral, as fibras do tipo I apresentam grande atividade quando colocadas em meio ácido, sendo que as fibras do tipo II são ativadas quando colocadas em meio básico^{8,9}.

Pelo método bioquímico, investigou-se a distribuição das enzimas oxidativas e glicolíticas em fibras dos tipos I e II, que foram então classificadas em: FG (*fast glicolitic* – fibras de contração rápida e metabolismo glicolítico); FOG (*fast-oxidative glicolitic* – fibras de contração rápida e metabolismo

glicolítico e oxidativo) e SO (*slow-oxidative* – fibras de contração lenta e metabolismo oxidativo)¹⁰. Embora exista uma boa correlação entre as fibras do tipo I e as fibras SO, a correlação existente entre as fibras do tipo IIA e FOG e tipo IIB e FG são mais variadas^{3,11}.

A identificação das diferentes isoformas da cadeia pesada da miosina (myosin heavy chain, MHC) pela análise imunohistoquímica, utilizando anticorpos anti-miosina, também permite uma outra classificação das fibras^{12,13}. A MHC é a porção da cabeça da molécula de miosina que determina a velocidade da reação das pontes cruzadas da miosina com os filamentos de actina e, conseqüentemente, a velocidade de contração muscular¹⁴. As diferentes fibras classificadas segundo a atividade ATPásica da miosina correspondem às diferentes isoformas da MHC.

O Quadro 1 sintetiza os diferentes métodos utilizados para a classificação das fibras musculares, com as respectivas terminologias.

É importante ressaltar que as fibras musculares só poderão ser classificadas de acordo com o método utilizado para tal classificação. Por exemplo: através do método de coloração, podemos classificar as fibras somente como vermelhas ou brancas, e não como de contração lenta ou rápida, mesmo sabendo-se que existe, em algumas espécies, especialmente em pássaros³, uma alta correlação entre fibras vermelhas e velocidade lenta de contração, de um lado, e fibras brancas e velocidade rápida de contração, de outro.

Diversidade dos tipos de fibras musculares

Observando o Quadro, pode-se pensar que existem somente dois tipos de fibras musculares: vermelhas ou brancas, de contração lenta ou rápida e oxidativas ou glicolíticas. Na verdade, quando utilizado o método imunohistoquímico

Quadro 1 Terminologia utilizada para a classificação dos diferentes tipos de fibras musculares

Métodos de classificação das fibras	Terminologia da classificação das fibras	
Coloração	Vermelha	Branca
Bioquímico	SO	FG/ FOG
Histoquímico	Tipo I	Tipo II
Fisiológico	Contração lenta	Contração rápida
Metabolismo	Oxidativo	Glicolítico
Limiar de fadiga	Alta resistência à fadiga	Baixa/moderada resistência à fadiga
Imunohistoquímico	MHCI	MHCII

mico para a classificação dos tipos de fibras, observa-se uma diversidade muito grande da MHC, o que faz com que os músculos de vertebrados sejam compostos por diferentes populações de fibras musculares¹⁵.

Trabalho recente¹⁶ mostra que, de modo geral, existem as fibras “puras” e as “híbridas”. As primeiras são classificadas como as dos tipos I, IIA, IIB e IIX ou IID. Esta última foi recentemente identificada e denominada tipo IIX¹⁷ ou IID¹⁸ devido à sua abundante presença no músculo diafragma de ratos.

Já as fibras híbridas, cuja particularidade é a presença de duas MHC, são fibras mistas, ou seja, fibras dos tipos IIBD, IIAD, IC, IIC. A presença dessas fibras no músculo sugere a transformação de um tipo de fibra para outro¹⁹, mas a grande porcentagem delas em mamíferos sedentários normais, como ratos²⁰, humanos²¹ e cavalos²², levanta a dúvida de se essas fibras representam mesmo uma transição de um tipo histoquímico para outro, ou se são fibras estáveis com composição de diferentes MHC²².

Essa grande diversidade nos tipos de fibras forma um mosaico na anatomia dos músculos esqueléticos. Assim, não existe um músculo composto exclusivamente de fibras dos tipos I ou II (com seus vários subtipos), isto é, não existe somente um único tipo de

fibra muscular compondo um determinado músculo. Os músculos são compostos por diferentes tipos de fibras, mas com predomínio de um tipo específico.

DETERMINAÇÃO DO FENÓTIPO DAS FIBRAS MUSCULARES

O que faz com que um músculo apresente predominantemente um ou outro tipo de fibra muscular? O que determina o fenótipo muscular é a demanda funcional à qual o músculo é submetido.

Sabe-se que todas as fibras musculares teriam um fenótipo de fibra rápida, a não ser que as mesmas sejam submetidas a condições de alongamento ou tensão isométrica¹⁵. Esses dados podem ser confirmados por estudos onde o músculo sóleo (predominantemente lento)²³, quando imobilizado em posição de encurtamento²⁴ ou exposto à condição de hipogravidade²⁵, apresentou característica de músculo rápido, com a expressão de genes de miosina rápida. De modo contrário, o músculo tibial anterior (músculo predominantemente rápido)²³ apresentou expressão de miosina lenta após eletroestimulação e alongamento²⁶. Assim, o músculo sóleo apresenta predomínio de fibras de contração lenta, pois sua demanda funcional faz

com que suas fibras sejam ativadas durante 90% do tempo, enquanto os músculos fásicos ou rápidos são ativados somente durante 5%²⁷.

Desse modo, os músculos posturais ou tônicos, responsáveis pela manutenção do corpo contra a gravidade, apresentam um predomínio de fibras de contração lenta, e os músculos fásicos, responsáveis pela produção de força muscular, são compostos, predominantemente, por fibras de contração rápida.

Verifica-se maior predisposição de as fibras lentas se apresentarem encurtadas. Isso ocorre por esses músculos tônicos estarem quase sempre em estado de contração, portanto em posição de encurtamento, o que provoca, além da perda do número de sarcômeros em série, encurtamento da fibra muscular, maior proliferação de tecido conjuntivo (para uma revisão ver Salvini²⁸).

A diminuição do número de sarcômeros em série e a proliferação do tecido conjuntivo acarreta maior rigidez muscular, o que torna o músculo mais resistente a uma força de alongamento. Este é um dos motivos que justificam o fato de diferentes músculos responderem de forma diferenciada a um mesmo protocolo de alongamento uma vez que, conforme a demanda funcional, os componentes, número de sarcômeros em série e quantidade de tecido conjuntivo, que interferem na força de resistência imposta pelo músculo frente a um estímulo de alongamento, diferem entre os vários músculos.

É importante ressaltar que não somente os músculos tônicos, por apresentarem constante atividade muscular, são susceptíveis aos encurtamentos. Os músculos fásicos ou dinâmicos também podem apresentar-se encurtados, pois o que determina o encurtamento muscular é a posição predominante na qual o mesmo permanece. Desse modo, deve-se dar maior ênfase ao alongamento de mús-

culos posturais ou de músculos que permanecem em posição predominante de encurtamento, devido à diminuição de sarcômeros em série e à proliferação de tecido conjuntivo observadas nesses músculos.

ALTERAÇÕES DOS TIPOS DE FIBRAS MUSCULARES

A porcentagem das fibras musculares que compõem um músculo é a mesma durante toda a vida do indivíduo? O tecido muscular esquelético tem a capacidade de adaptar-se frente aos estímulos recebidos, e essa adaptação também é observada em relação aos tipos de fibras musculares. Assim, um músculo pode tornar-se mais lento ou mais rápido conforme sua demanda funcional, ou seja, o fenótipo da fibra muscular pode ser alterado conforme o estímulo recebido.

A alteração na incidência dos tipos de fibras musculares que compõem um determinado músculo pode ocorrer, por exemplo, devido à alteração na MHC, que altera o tipo histoquímico da fibra muscular, ou também devido a atrofia de determinada população de unidade motora (para revisão ver^{19,29,30}).

Vários fatores podem ser responsáveis pela alteração dos tipos de fibras. Entre eles, podemos citar:

1 Alteração da demanda funcional

A alteração na porcentagem dos tipos de fibras pode ser observada em músculos antigravitacionais de ratos que, após permanecerem por algum tempo em condições de hipogravidade, tornaram-se rápidos devido à ausência dos estímulos posturais²⁵.

Os músculos de indivíduos com lesão medular ou que estão submetidos a qualquer tipo de imobilização também irão sofrer uma transformação no sentido

de fibras lentas para fibras rápidas²⁹.

Esses resultados mostram que músculos submetidos ao desuso tendem a apresentar maior incidência de fibras rápidas^{19,29}.

De modo contrário, atividades de sobrecarga ou aumento da atividade neuromuscular predispõem mudança das fibras no sentido rápida para lenta, como pode ser observado em modelos de eletroestimulação crônica, hipertrofia compensatória ou alongamento^{19,29}.

2 Envelhecimento

O envelhecimento é, em geral, acompanhado por uma pronunciada diminuição da atividade física, o que causa uma mudança no tipo de fibra no sentido rápida para lenta. Esse resultado pode parecer contraditório, uma vez que, conforme exposto, a diminuição da atividade neuromuscular promove uma transição do tipo de fibra no sentido oposto²⁹. Entretanto, alguns fatores devem ser considerados nessa situação, uma vez que o envelhecimento leva não somente à redução da atividade contrátil, mas também à perda seletiva e remodelamento de unidades motoras (UM)¹⁹. Assim, o maior número de fibras lentas ocorre devido à atrofia das UM de fibras rápidas, uma vez que atividades de força muscular não são muito praticadas por essa população³¹. Outro mecanismo relacionado a esse aumento do número de fibras lentas no idoso é a diminuição do número de motoneurônios alfa, o que também reduz o número de UM. Essas fibras "órfãs", principalmente do tipo II, receberão brotamentos colaterais, preferencialmente de motoneurônios do tipo I30, aumentando portanto a incidência de fibras lentas.

É questionado se as alterações observadas no envelhecimento são decorrentes de conversões entre os tipos de fibras ou refletem apenas a perda particular

de um determinado tipo de fibra^{19,32}. Independente do mecanismo envolvido, o número de fibras lentas nessa população aumentará, resultando não somente em músculos mais lentos, mas também em diminuição de sua função, evidenciada pela deficiência de controle motor (devido ao aumento do número de fibras por UM) e pela diminuição da capacidade de produção de força.

Isso reforça a necessidade de realização de exercícios de força em indivíduos idosos, pois a sarcopenia³³, associada com a maior incidência de fibras lentas³¹ nessa população, é a responsável pelo declínio das funções musculares durante o envelhecimento.

3 Exercícios

Os exercícios podem ser divididos entre os que aumentam a resistência à fadiga, aumentam a velocidade e aqueles que aumentam a força muscular.

É bem documentado na literatura que o treinamento que exige uma alta demanda metabólica aumentará a capacidade oxidativa de todos os tipos de fibras do músculo³⁴, havendo uma transformação de fibras no sentido rápida para lenta²⁹. É importante ressaltar que essas alterações de fibras de rápida para lenta ocorrem, preferencialmente, dentro da população de fibras rápidas: mudanças de fibras do tipo IIB para tipo IIA. Entretanto, a intensidade aumentada de treinamento pode promover mudanças além da população de fibras rápidas, isto é, promove a transição de fibras tipo II para I^{19,32}.

A maioria dos relatos da literatura mostra que a alteração de fibras no sentido rápida para lenta ocorre não somente na atividade de resistência, mas também nas atividades de velocidade ou força³⁵⁻³⁷. Entretanto, resultados contraditórios, mostrando uma alteração de fibras no sentido oposto tanto

após treino de velocidade ou força, também são documentados¹⁹.

4 Hormônios

Vários hormônios estão relacionados com a mudança nos tipos de fibras, sendo relato comum a influência dos hormônios da tireóide nessas conversões. De modo geral, situação de hipotireoidismo causa transformação de fibras no sentido rápida-lenta^{38,39}, enquanto hipertireoidismo leva a transição no sentido oposto³⁹.

Outros hormônios, como testosterona, catecolaminas, glicocorticóide, hormônio do cresci-

mento e insulina também estão relacionados com as alterações observadas na incidência dos tipos de fibras^{19,32}.

IMPLICAÇÕES CLÍNICAS

A plasticidade muscular, observada nas propriedades contráteis, metabólicas e morfológicas das fibras em resposta a um determinado estímulo, permite ao indivíduo adaptar-se a diferentes demandas funcionais¹⁹, o que altera o tamanho ou a composição dos tipos de fibras. Desse modo, a intervenção fisioterapêutica, por

meio de exercícios físicos, pode afetar os tipos de fibras musculares, podendo trazer uma contribuição para a melhora da performance muscular²⁹.

Conhecendo as respostas de adaptações musculares, o fisioterapeuta pode ter melhor condição para propor intervenções fisioterapêuticas, como os exercícios de resistência e de força, que podem alterar a incidência dos tipos de fibras musculares ou seu tamanho. Além disso, o conhecimento dessas adaptações é importante para direcionar um programa de reabilitação com ênfase nos comprometimentos morfológico e fisiológico do músculo.

REFERÊNCIAS

- 1 Ranvier L, 1873 apud Pette D, Staron RS. Cellular and molecular diversities of mammalian skeletal muscle fibers. *Rev Physiol Biochem Pharmacol*. 1990;116:1-76.
- 2 Kelly AM, Rubinstein NA. The diversity of muscle fiber types and its origin during development. In: Engel AG, Franzini-Armstrong C. *Myology*. 2nd ed. New York: McGraw-Hill; 1994. p.119-33.
- 3 McComas AJ. *Skeletal muscle: form and function*. Champaign [Ill, USA]: Human Kinetics; 1996.
- 4 Pette D, Staron RS. Cellular and molecular diversities of mammalian skeletal muscle fibers. *Rev Physiol Biochem Pharmacol*. 1990;116:1-76.
- 5 Ogata T. A histochemical study of the red and white muscle fibers, part I: activity of the succinoxidase system in muscle fibers. *Acta Med Okayama*. 1958;12:216-27.
- 6 Lieber RL. *Skeletal muscle structure function and plasticity: the physiological basis of rehabilitation*. 2nd ed. Philadelphia: Lippincott; 2002. Chap. 2, p.74-84.
- 7 Kugelberg E, Edstrom L. Differential histochemical effects of muscle contractions on phosphorylase and glycogen in various types of fibres: relation to fatigue. *J Neurol Neurosurg Psychiatry*. 1968;31:415-23.
- 8 Guth L, Samaha FL. Qualitative differences between actomyosin ATPase of slow and fast mammalian muscle. *Exp Neurol*. 1969;25:138-52.
- 9 Brooke MH, Kaiser KK. Muscle fiber types: how many and what kind? *Arch Neurol*. 1970;23:369-97.
- 10 Peter JB, Barnard RJ, Edgerton VR, Gillespie CA, Stempel KE. Metabolic profiles of three fiber types of skeletal muscle in guinea pigs and rabbits. *Biochemistry*. 1972;11:2627-33.
- 11 Hamalainen N, Pette D. Patterns of myosin isoforms in mammalian skeletal muscle fibres. *Microsc Res Tech*. 1995;30:381-9.
- 12 Staron RS. Human skeletal muscle fiber types: delineation, development, and distribution. *Can J Appl Physiol*. 1997;22:307-27.
- 13 Pette D, Peuker H, Staron RS. The impact of biochemical methods for single muscle fibre analysis. *Acta Physiol Scand*. 1999;166:261-77.
- 14 Williams GN, Higgins MJ, Lewek MD. Aging skeletal muscle: physiologic changes and the effects of training. *Phys Ther*. 2002;82(1):62-8.
- 15 Goldspink G. Selective gene expression during adaptation of muscle in response to different physiological demands. *Comp Biochem Physiol B Biochem Mol Biol*. 1998;120:5-15.
- 16 Staron RS, Kraemer WJ, Hikida RS, Fry AC, Murray JD, Campos GER. Fiber type composition of four hindlimb muscles of adult Fisher 344 rats. *Histochem Cell Biol*. 1999;111:117-23.

Referências (cont.)

- 17 Schiaffino S, Gorza L, Sartore S, Saggin L, Ausoni S, Vianello M, et al. Three myosin heavy chain isoforms in type 2 skeletal muscle fibres. *J Muscle Res Cell Motil.* 1989;10:197-205.
- 18 Bar A, Pette D. Three fast myosin heavy chain in adult rat skeletal muscle. *FEBS Lett.* 1988;235(1-2):153-5.
- 19 Pette D, Staron RS. Mammalian skeletal muscle fiber type transitions. *Int Rev Cytol.* 1997;170:143-223.
- 20 Galler S, Schmitt T, Pette D. Stretch activation, unloaded shortening velocity, and myosin heavy chain isoforms of rat skeletal muscle fibres. *J Physiol.* 1994;478:523-31.
- 21 Biral D, Betto R, Betto DD, Salviati G. Myosin heavy chain composition of single fibers from normal human muscle. *Biochem J.* 1988;250:307-8.
- 22 Linnane L, Serrano AL, Rivero JLL. Distribution of fast myosin heavy chain-based muscle fibres in the gluteus medius of untrained horses: mismatch between antigenic and ATPase determinants. *J Anat.* 1999;363-72.
- 23 Delp M, Duan C. Composition and size of type I, IIA, IID/X, and IIB fibers and citrate synthase activity of rat muscle. *J Appl Physiol.* 1996;80(1):261-70.
- 24 Loughna PT, Izumo S, Goldspink G, Nadal-Ginard B. Disuse and passive stretch cause rapid alterations in expression of development and adult contractile protein genes in adult skeletal muscle. *Development.* 1990;109:217-23.
- 25 Staron RS, Kraemer WJ, Hikida RS, Reed DW, Murray JD, Campos GE, et al. Comparison of soleus muscle from rats exposed to microgravity for 10 versus 14 days. *Histochem Cell Biol.* 1998;110(1):73-80.
- 26 Goldspink G, Scutt P, Loughna PT, Wells DJ, Jaenicke T, Gerlach G. Gene expression in skeletal muscle in response to stretch and force generation. *Am J Physiol.* 1992;262:R356-63.
- 27 Hnik P, Vejsada J, Goldspink DF, Kasiciki S, Krekule I. Quantitative evaluation of EMG activity in rat extensor and flexor muscles immobilized at different lengths. *Exp Neurol.* 1985;88:515-28.
- 28 Salvini T. Plasticidade e adaptação postural dos músculos esqueléticos. In: Marques AP. Cadeias musculares. São Paulo: Manole; 2000.
- 29 Lieber RL. Skeletal muscle structure function and plasticity: the physiological basis of rehabilitation. Philadelphia: Lippincott; 2002. Chap. 4,5, p.173-285.
- 30 Scott W, Stevens J, Binder-MacLeod SA. Human skeletal muscle fiber type classifications. *Phys Ther.* 2001;81(11):1810-6.
- 31 Wilmore JH, Costill DL. Physiology of sport and exercise. 2nd ed. Champaign: Human Kinetics, 1999. Chap. 17, p.544-68.
- 32 Pette D, Staron RS. Transitions of muscle fiber phenotypic profiles. *Histochem Cell Biol.* 2001;115:359-72.
- 33 Mahjabeen H, Harridge SDR, Goldspink G. Sarcopenia and hypertrophy: a role for insulin-like growth factor-1 in aged muscle? *Exerc Sport Sci Rev.* 2002;30(1):15-9.
- 34 Fitts RH, Widrick JJ. Muscle mechanics: adaptations with exercise training. *Exerc Sport Sci Rev.* 1996;24:427-73.
- 35 Morales-Lopes JL, Agüera E, Miró F, Diz A. Variations in fibre composition of the gastrocnemius muscle in rats subjected to speed training. *Histol Histopathol.* 1990;5:359-64.
- 36 Allemeier CA, Fry AC, Johnson P, Hikida RS, Hagerman FC, Staron RS. Effects of sprint cycle training on human skeletal muscle. *J Appl Physiol.* 1994;77:2385-90.
- 37 Staron RS, Karapondo DL, Kraemer WJ, Fry AC, Gordon SE, Falkel JE, et al. Skeletal muscle adaptations during early phase of heavy-resistance training in men and women. *J Appl Physiol.* 1994;76:1247-55.
- 38 Iannuzo CD, Patel P, Chen V, O'Brien P, Williamns C. Thyroidal trophic influence on skeletal muscle myosin. *Nature.* 1994;270:74-6.
- 39 Lomax RB, Roberstson WR. The effects of hypothyroidism and hyperthyroidism on fibre composition and mitochondrial enzyme activities in rat skeletal muscle. *J Endocrinol.* 1992;133:375-80.